

УДК 597.05

В.Б. Журавлев

К вопросу о таксономическом статусе стерляди *Acipenser ruthenus* реки Оби

Впервые к вопросу о существовании подвиговых различий между европейскими и сибирскими популяциями стерляди обратился М.И. Меньшиков [1]. Последние выделены им в качестве особого подвида – сибирская стерлядь *Acipenser ruthenus marsilii* (Brandt) и противопоставлены номинативному виду *Acipenser ruthenus* (Linne). Основными отличиями сибирской стерляди от европейской являются большее число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге, более темная окраска, более притупленные спинные жучки, более длинные и тонкие усики, бахромки у них короче. Впоследствии Л.С. Берг [2] отказался от таксономического статуса сибирской стерляди в качестве самостоятельного подвида, выделив ее только в составе подвида второго порядка *Acipenser ruthenus ruthenus natio marsiglii* (Brandt). Целью настоящей работы являлось изучение морфологических особенностей стерляди из различных участков ареала для изучения популяционной структуры вида. Морфометрическое описание составлено по 52 экз. с длиной от 28,2 до 52,4 см (в среднем 40,2 см), собранных 15–30 августа 1999 г. в устье р. Верхняя Иня (правобережный приток Оби, 3276 км от устья). Промеры выполнялись на свежем материале при помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Для сравнительного морфологического анализа использовались не дифференцированные по возрасту и полу особи, на отсутствие полового диморфизма и возрастных изменений по большинству признаков у половозрелой стерляди указывает ряд авторов [3–5].

При выделении внутривидовых группировок у стерляди различия между выборками оценивали величиной коэффициента подвиговых различий (CD), представляющих отношение разности выборочных средних из двух совокупностей к сумме их среднеквадратических отклонений [6]. Согласно мнению авторов, географически обособленные совокупности признаются подвидами, если по какому-то признаку $CD \geq 1,28$; т.е. 90% особей одной совокупности отличаются от 90% особей другой совокупности (при условии равенства среднеквадратических отклонений). По сумме показателей CD отдельно по меристическим и пластическим признакам рассчитывалась матрица сходства выборок, а фенетические отношения между выборками у стерляди оценивали по дендрограмме сходства. Построение дендрограммы осуществ-

ляли односвязным (single linkage) методом [7]. Исследованная выборка характеризовалась следующими меристическими признаками: лучей в спинном плавнике 34–46 (41,20), в анальном – 16–28 (23,31), спинных жучек 12–18 (14,23), боковых – 57–67 (61,37), брюшных – 13–17 (14,69), тычинок на 1-й жаберной дуге 15–34 (25,20). Наибольшая изменчивость по меристическим признакам отмечается в числе лучей в анальном плавнике (14,2) и числе жаберных тычинок (16,8). Среди пластических признаков наиболее изменчивы признаки рostrального отдела головы: диаметр глаза, ширина рта и длина наибольшего усика (табл. 1).

В Обь-Иртышском бассейне Б.Г. Иоганзен [8], на основании изучения эколого-географической изменчивости по признакам внешней морфологии, выделил три локальные популяции («племя» или natio) стерляди – верхнеобская, среднеобская и иртышская. Впоследствии В.Ф. Усынин [3, 9] выявил морфологическую неоднородность среднеобской и иртышской популяции стерляди по большинству признаков, сравнивая выборки из русловых участков Оби и Иртыша и их притоков (р. Чулым и р. Конда). Сравнение выборки стерляди из верховьев Оби с таковыми из Средней Оби и Чулыма не выявило различий в меристических признаках по CD-коэффициенту, а по пластическим признакам такое различие обнаружено соответственно по 2 и 3 признакам из 14 (табл. 2).

Существует определенная закономерность в изменении величины некоторых морфологических признаков у стерляди Обь-Иртышского бассейна в широтном направлении. В направлении с юга на север можно отметить увеличение числа лучей в анальном плавнике, смещение спинного, брюшного и анального плавников на задний конец тела, относительное увеличение длины головы и ее рostrального отдела, относительное уменьшение высоты тела и ширины рта (табл. 1).

Сравнение выборок стерляди из разных речных бассейнов (Волжско-Камского, Обь-Иртышского и Ангаро-Енисейского) выявило следующие закономерности географической изменчивости вида. Наибольшие морфологические различия обнаружены между наиболее удаленными географическими популяциями – камской и ангарской. Из меристических признаков по количеству тычинок на 1-й жаберной дуге эти различия близки к уровню подвида ($CD = 1,07$);

Морфологические признаки стерляди из различных водоемов

| При- знак | Верховья Оби (наши дан- ные) L = 282-524 мм; n = 52 | | | Средняя Обь (Иоганзен, 1946) L = 355-620 мм; n = 54 | | |
|--------------|--|------|------|--|------|------|
| | M ± m | σ | CV | M ± m | σ | CV |
| D | 41,20 ± 0,56 | 4,03 | 9,8 | 42,14 ± 0,43 | 3,16 | 7,5 |
| A | 23,31 ± 0,46 | 3,32 | 14,2 | 25,38 ± 0,36 | 2,65 | 10,4 |
| Sd | 14,23 ± 0,20 | 1,44 | 10,0 | 13,85 ± 0,24 | 1,76 | 12,7 |
| Sl | 61,37 ± 0,41 | 2,96 | 4,8 | 61,57 ± 0,49 | 3,60 | 5,8 |
| Sv | 14,69 ± 0,19 | 1,37 | 9,3 | 14,81 ± 0,31 | 2,28 | 15,3 |
| sp.br | 25,20 ± 0,59 | 4,25 | 16,8 | 23,67 ± 0,41 | 3,01 | 12,7 |
| | | | | | | |
| H | 11,41 ± 0,11 | 0,79 | 7,0 | 11,51 ± 0,18 | 1,32 | 11,5 |
| h | 3,17 ± 0,03 | 0,21 | 6,8 | 3,23 ± 0,05 | 0,37 | 11,4 |
| aD | 61,04 ± 0,19 | 1,36 | 2,2 | 61,47 ± 0,29 | 2,13 | 3,5 |
| aV | 53,29 ± 0,18 | 1,30 | 2,4 | 55,59 ± 0,41 | 3,01 | 5,4 |
| aA | 66,19 ± 0,23 | 1,65 | 2,5 | 70,12 ± 0,35 | 2,57 | 3,6 |
| PV | 34,04 ± 0,16 | 1,15 | 3,4 | 31,63 ± 0,52 | 3,82 | 12,0 |
| VA | 14,16 ± 0,20 | 1,44 | 9,1 | 15,20 ± 0,28 | 2,05 | 13,5 |
| C | 20,85 ± 0,11 | 0,79 | 3,8 | 24,55 ± 0,34 | 2,49 | 10,1 |
| | | | | | | |
| aO | 41,55 ± 0,33 | 2,38 | 5,7 | 48,43 ± 0,37 | 2,72 | 5,6 |
| O | 8,38 ± 0,12 | 0,87 | 10,3 | 8,09 ± 0,11 | 0,81 | 10,0 |
| pO | 49,64 ± 0,34 | 2,45 | 4,9 | 41,91 ± 0,45 | 3,30 | 7,9 |
| hC | 42,46 ± 0,35 | 2,52 | 5,9 | 37,67 ± 0,40 | 2,94 | 7,8 |
| So | 24,00 ± 0,32 | 2,31 | 9,6 | 22,55 ± 0,54 | 4,00 | 17,6 |
| lC | 21,62 ± 0,29 | 2,09 | 9,7 | 21,95 ± 0,38 | 2,79 | 12,7 |

Примечание: D – число лучей в спинном плавнике; A – число лучей в анальном плавнике; Sd – число спинных жучек; Sl – боковых; Sv – брюшных; sp.br – число тычинок на 1-й жаберной дуге; H – наибольшая высота тела; h – наименьшая высота тела; aD, aV, aA, PV, VA – соответственно антедорзальное, антевентральное, антеанальное, пектовентральное и вентроанальное расстояния; C – длина головы; aO – длина рыла; O – диаметр глаза; pO – заглазничное расстояние; hC – высота головы у затылка; So – ширина рта; lC – длина наибольшего усика.

по пластическим признакам подвидовые различия обнаружены по 5 признакам из 12 (табл. 2).

Между европейскими, западносибирскими и восточносибирскими популяциями стерляди в направлении с запада на восток из меристических признаков увеличивается число брюшных жучек и жаберных тычинок, а из пластических – относительное увеличение высоты тела и уменьшение диаметра глаза и заглазничного расстояния. Большинство рассматриваемых признаков изменяется не направленно (табл. 1).

На дендрограмме сходства выборок стерляди по меристическим признакам все сибирские популяции объединяются в самостоятельный кластер ($\sum CD = 1,08-1,43$) и существенно различаются от популяции из р. Камы ($\sum CD = 2,52$), что свидетельствует в пользу выделения сибирской стерляди в качестве самостоятельного подвида (рис. 1а). Менее информативна дендрограмма сходства по пластическим признакам: выборки из Верхней и Средней Оби наиболее близки в дистанции признаков ($\sum CD = 6,86$), промежуточное положение на дендрограмме занимают выборки из камской и ангарской популяций ($\sum CD = 7,76-7,78$), несколько обособленное положение в матрице дистанций занимает выборка из р. Чулым ($\sum CD = 8,21$) (рис. 1б).

Необходимо обратить внимание на следующую сопряженность экологии стерляди с ее морфологическим строением. Укорочение рострума у осетровых рыб часто сопровождается укреплением пояса грудных плавников, при котором брюшные плавники занимают более вентральное положение на теле [10]. Интересно отметить, что для верхнеобской и ангарской стерляди характерны наименьшая длина рыла и заметное увеличение пектоцентрального расстояния по сравнению со среднеобской популяцией (табл. 1). На наш взгляд, это объясняется адаптацией короткорылых (тупорылых) форм стерляди к существованию среди мелководных порожистых и плесовых участков верхнего течения речных бассейнов, в то время как острорылые фор-

мы встречаются в основном в пределах более глубоководных участков среднего и нижнего течения реки.

Результаты проведенных исследований и сопоставление литературных данных по биологии стерляди еще раз свидетельствуют в пользу морфологической неоднородности вида, который образует только в пределах Обь-Иртышского бассейна ряд локальных популяций. На участке от слияния Бии и Катунь до зоны вклинивания подпора Новосибирского водохранилища (верховья Оби) существует самостоятельное верхнеобское стадо стерляди, характеризующееся рядом морфоэкологических отличий от стерляди из Средней Оби.

Что касается вопроса о таксономическом статусе сибирской стерляди, то он остается открытым. Использование в межвыборочных сравнениях коэффициента CD не столько способствует выделению подвидов рыб, сколько помогает анализировать фенетические отношения совокупностей, подвидами не являющихся, т.е. обеспечивает некий стандарт, позволяющий сопоставлять раз-

Таблица 2

Коэффициенты подвидовых различий (CD) между 5 выборками стерляди по меристическим и пластическим признакам

| | 1-2 | 1-3 | 1-4 | 1-5 | 2-3 | 2-4 | 2-5 | 3-4 | 3-5 |
|------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|------------|
| Меристические признаки | | | | | | | | | |
| D | 0,13 | 0,04 | 0,42 | 0,15 | 0,13 | 0,32 | 0,05 | 0,49 | 0,1 |
| A | 0,35 | 0,33 | 0,27 | 0,33 | 0,08 | 0,15 | 0,06 | 0,09 | 0,0 |
| Sd | 0,52 | 0,33 | 0,27 | 0,33 | 0,11 | 0,05 | 0,24 | 0,24 | 0,6 |
| Sl | 0,03 | 0,51 | 0,52 | 0,19 | 0,43 | 0,43 | 0,13 | 0,02 | 0,3 |
| Sv | 0,03 | 0,03 | 0,43 | 0,04 | 0,01 | 0,36 | 0,01 | 0,47 | 0,0 |
| sp.br | 0,21 | 0,10 | 0,86 | 0,38 | 0,11 | 0,80 | 0,60 | 0,83 | 0,4 |
| Пластические признаки | | | | | | | | | |
| H | 0,05 | 0,73 | 0,34 | 1,20 | 0,53 | 0,30 | 0,90 | 0,93 | 0,4 |
| h | 0,10 | 0,53 | 0,29 | 0,78 | 0,30 | 0,32 | 0,58 | 0,82 | 0,2 |
| aD | 0,12 | <u>3,30</u> | 0,37 | 0,52 | <u>2,45</u> | 0,40 | 0,33 | <u>2,68</u> | <u>1,9</u> |
| aV | 0,53 | <u>3,37</u> | 0,49 | 0,10 | <u>1,41</u> | 0,84 | 0,46 | <u>4,12</u> | <u>2,5</u> |
| aA | 0,93 | <u>3,23</u> | 0,22 | 0,78 | <u>1,51</u> | 1,20 | 0,10 | <u>3,96</u> | <u>1,5</u> |
| PV | 0,48 | 0,96 | - | 0,25 | 0,93 | - | 0,56 | - | 0,6 |
| VA | 0,30 | 0,43 | - | 0,95 | 0,02 | - | 0,40 | - | 0,5 |
| C | 1,13 | 0,68 | 0,83 | <u>1,33</u> | 0,11 | 0,64 | <u>1,73</u> | 0,33 | 1,1 |
| aO | <u>1,40</u> | 0,40 | <u>1,92</u> | 0,21 | 0,32 | 0,39 | 0,91 | 0,53 | 0,2 |
| O | 0,17 | 0,19 | <u>1,43</u> | 0,33 | 0,01 | <u>1,80</u> | 0,30 | <u>1,74</u> | 0,3 |
| pO | <u>1,34</u> | 0,52 | <u>2,17</u> | 0,90 | 0,70 | 0,55 | <u>2,43</u> | 0,78 | 1,0 |
| hC | 0,88 | 0,16 | <u>2,39</u> | 0,74 | 0,70 | 1,20 | <u>1,35</u> | <u>1,54</u> | 0,3 |
| So | 0,23 | 0,09 | 0,51 | 0,28 | 0,15 | 0,16 | 0,04 | 0,39 | 0,2 |
| lC | 0,07 | 0,01 | 1,17 | 0,42 | 0,06 | 1,16 | 0,43 | 1,06 | 0,3 |

Примечание: обозначение признаков – как в таблице 1. Подчеркнуты отличия по $CD \geq 1,28$.

личия [11]. Объединение всех выборок стерляди из Обь-Иртышского и Ангаро-Енисейского бассейнов по меристическим признакам в самостоятельный кластер (см. рис. 1а), а также наличие собственного географического ареала, на наш взгляд, позволяет относить все сибирские популяции к

подвиду *Acipenser ruthenus. marsiglii*, однако необходимы дополнительные исследования.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда экспедиционных и полевых исследований ФЦП «Интеграция».

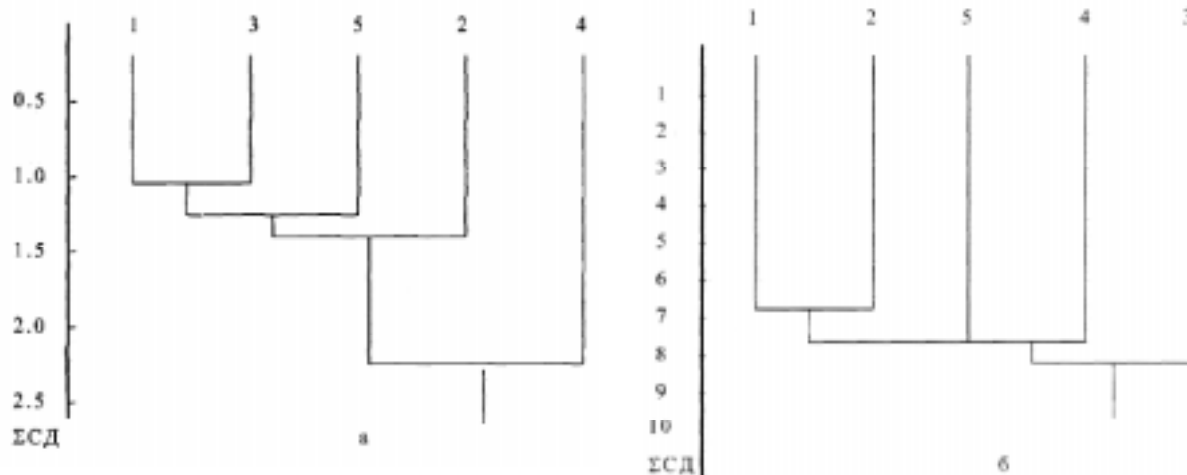


Рис. 1. Дендрограмма сходства выборок стерляди по меристическим (а) и пластическим (б) признакам. Символами обозначены: 1 – верховья Оби; 2 – Средняя Обь; 3 – р. Чулым; 4 – р. Кама; 5 – р. Ангара

Литература

1. Меньшиков М.И. К систематике сибирской стерляди // Изв. Биол. н.-и. ин-та Пермск. гос. ун-та. 1937. Т. 11. Вып. 3-4.
2. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л., 1948.
3. Усынин В.Ф. Биология стерляди *Acipenser ruthenus* L. р. Чулым // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. Вып. 4.
4. Хохлова М.В. Стерлядь р. Енисей // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 4.
5. Мамонтов А.М. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск, 1977.
6. Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., 1956.
7. Rohlf J.F. NTSYS-pc numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 1.7; Exeter software, 1992.
8. Иоганзен Б.Г. Стерлядь бассейна р. Оби // Тр. Томск. ун-та. 1946. Т. 97.
9. Усынин В.Ф. Морфологическая разнокачественность стерляди Обь-Иртышского бассейна // Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири. Томск, 1986.
10. Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыб. М., 1963.
11. Мина М.В. Микроэволюция рыб. М., 1986.